云 南 植 物 研 究　1992; 增刊Ⅴ: 71—76
Acta Botanica Yunnanica

岩芋属分布区的形成和间断*

李　恒
(中国科学院昆明植物研究所，昆明 650204)

摘要　岩芋属含4种，分布于热带亚洲和热带非洲。其中岩芋 *Remusatia vivipara* 是属内比较原始的种，其分布区的界线即为属的分布区界线。研究岩芋分布区的起源、发展和间断对岩芋属具有代表意义。本文认为岩芋及岩芋属起源于古南大陆的印度半岛，渐新世时，岩芋通过阿拉伯半岛这一通道传入非洲，并同时扩散到亚洲热带地区，至晚第三纪已到达台湾以及爪哇，从而形成了岩芋属的洲际分布区。随着喜马拉雅山脉的隆起和古地中海热带森林植被大面积演化为草原和沙漠。岩芋的分布区在西非与东非南部之间，非洲与亚洲印度之间；印度南部沿海与印度东北部和喜马拉雅地区之间出现了大规模的间断；由于第四纪冰期的反复出现，在云南与台湾之间形成了长距离的间断。从历史地理学的观点分析，岩芋属的分布区是一个隔离的、收缩而不连续的残遗分布区。属内其它三种分布区范围都较小。云南岩芋仅在云南盈江县残存；早花岩芋和曲苞岩芋从喜马拉雅地区经云南达泰国北部。三者都集中在岩芋分布区内的中段，它们的二倍体居群都分布在高黎贡山以西地区，更进一步证实了岩芋属的古南大陆起源。

关键词　岩芋属；分布区；分布区的间断

DORMATION OF DISTRIBUTION AREA OF REMUSATIA (ARACEAE)　AND IT'S DISJUNCTION

LI　Heng
(*Kunming Institute of Botany*, *Academia Sinica*, Kunming 650204)

Astract　The genus *Remusatia* with 4 species is distributed in tropical Africa and Asia. The primitive species *R.vivipara* occources in an area with the same range as large as that of the genus *Remusatia.* The origin, development and disjunction of *R. vivipara's* distribution area is closely related to the genus. The writer of the present paper considers that the genus *Remusatia* as well as *R. vivipara* might be originated in Indian peninsula of Gondwanaland. During Oligocene period, *Remusatia vivipara* passed through Arabian peninsula and furthered into Africa. In other word, they migrated directly into other tropical forest regions. In late Tertiary, after *Remusatia's* arrival at Taiwan and Java Islands, the main figure of the distribution area of *R. vivipara* has been formed. with the uplifting of Himalayas and disappearance of the Tethys, many dry areas as north Africa, Arabia and northwest India where *Remusatia* plants may be unable relive, they have been largely developed into deserts and steppes

1992年7月收稿
* 国家自然科学基金和云南省科委基金资助项目。

instead of tropical forests. Large disjunctions are appeared between Africa and Asia, west Africa and south of east Africa as well as in south India and Himalayas. Because of the violent changes during the Quaternary glacial period, a long distance of *R. vivipara* disjunction has been formed between Yunnan and Taiwan in China. In conclusion, the modern distribution patterns of *R.yivipara* is a reduced and contracted relic which has been cut into several isolated and disjunctive small areas. The others of the genus have a very limited distribution. *R. yunnanensis* as a relic species can only be found in the dense forests of Yingjiang county of west Yunnan; *R. hookeriana* and *R. pumila* are distributed from Himalayas via Yunnan to northern Thailand. All these 3. species are set in the middle part of the distribution area of *R. vivipara*. A lot of cytolgical works show that the diploid populations of *Remusatia* species are conserved in the tropical evergreen forests west of Gaoligong Mountain as southwest India, Dulongjiang and Yingjiang county west of Yunnan. The mentioned facts may further indicate that the original place of the genus *Remusatia* is in south Asia (India, Dulongjiang– Irrowaddy River basin) which has ever been the north part of Gondwanaland before Oligocene.

Key words: Distribution area; Formation; Disjunction; Genus *Remusatia*

岩芋属 *Remusatia* 是天南星科一个小属，仅含 4 种[1,2]间断分布于东非、西非、印度南部、喜马拉雅地区到台湾，东南到爪哇，北不超越北纬 27°。生活在温暖潮湿的气候环境中，生长在林内排水良好，土壤脊薄的石堆中，石山上，石壁上或树干上的苔藓丛中，主要依靠营养繁殖：块茎分生小球茎，修长的气生芽条上发育多数珠芽。从地理分布和习性方面均表现为热带附生草本植物。各个种的现代分布情况如下。

1. 岩芋 Remusatia vivipara 的分布区。图 1

云南：腾冲、永平、漾鼻，凤庆（俞德浚 16289），沧源（李生堂 80–999，李延辉 11968），双江（辛景三 922），孟连（孟连队 10201），勐海（王启无 73468），勐腊（李延辉 2658），绿春（陶德定 461），金平（毛品一 299），屏边（王启无 82073），马关（中草药队 s.n.），富宁（中草药队 s.n.）。**台湾**：南投[3]。**西藏**：墨脱，定结[1]。

尼泊尔：西部（Polunin, Sykes et Williams 5695）；中部（Stainton, Sykes et Williams 7），东部 Stainton 1378）[4]

印度：东南部加瓦尔（M.A.Rao 6430, Berlin）；西高止山喀拉拉邦，买索尔[10]（Meebold 6817）。

斯里兰卡：中部[5]。

泰 国：清迈（Payap 4655, 5091, 5145）[6]

越 南：Cochin–China （Pierre s.n.）。

爪哇：西部、中部和东部[7]（极少见花）。

西非喀麦隆（Ledrmann 6479）；**东非南部**（H.J.Schlieben 1697。Berlin）。

本种分布区十分分散，在东非与西非之间存在间断，东非与喜马拉雅之间，喜马拉雅和印度南部之间，云南与台湾之间均有长距离的间断。这里可能有标本采集的不足问题，也有生态地理隔离的问题。从宏观上看，这个分布区位于赤道带至北纬 30°以南的亚非热带森林地带，属于热带亚洲到热带非洲的分布区类型[8]。

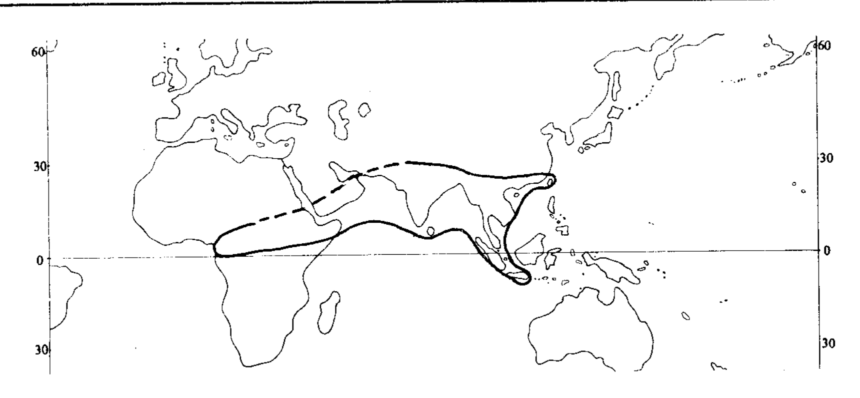


图 1 岩芋的分布区

Fig.1 Distribution of *Remusatia vivipara*

关于这一分布区的形成，需要回答下列的问题：

(1) 岩芋在亚非大陆传播的通道何在？东非和印度南部之间的直线距离较近，但并不意味着岩芋可以直接由非洲东海岸扩散到印度半岛的西海岸或相反方向扩散。印度板块和非洲板块在历史上虽然同属冈瓦纳古陆的北部板块，但它们之间的联系早在联合古陆尚未解体时，即古生代后期就已经终止。印度大陆最后完全脱离冈瓦纳古陆是在两千万年之后，约当侏罗纪时，离开当时还连接在一起的南极洲和澳大利亚向东北方向漂去，到始新世中期与亚洲碰撞[8, 9]。澳大利亚至今也未发现岩芋，说明印、非之间岩芋的直接交流通道从来就不存在，也不可能。鉴于阿拉伯半岛在早第三纪末曾经又一次与非洲东部连在一起，成为许多陆生植物在亚非之间交流的主要通道，岩芋也可能是在此时通过阿拉伯半岛由印度半岛传入非洲或由非洲传入亚洲的。随着印度半岛与亚洲的连接，喜马拉雅山脉的隆起，岩芋迅速进入喜马拉雅地带，并向华南、台湾中南半岛至爪哇等地扩散，岩芋分布区的格局就此形成（图 2）。

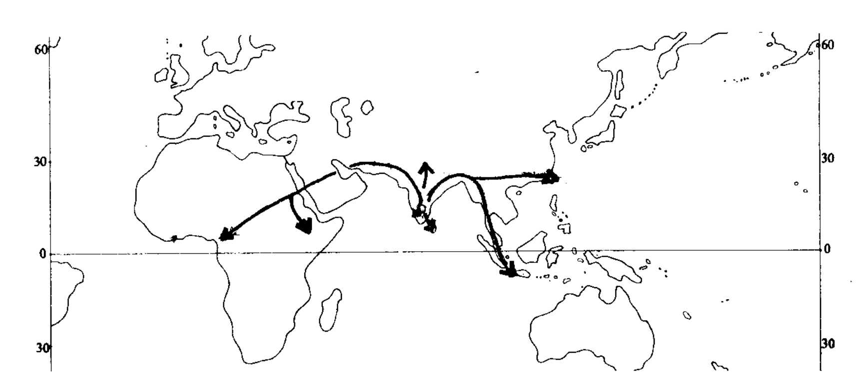


图 2 岩芋属的起源与扩散路线

Fig.2 The origin and the migration routes of the Genus *Remusatia*

(2) 岩芋在亚洲之间传播方向问题，亦即这个种的发源地是亚洲或非洲的问题？

岩芋的现代分布区跨越赤道南北的热带地区，约当南纬 8° 到北纬 30° 之间。它是岩芋属具有亚非洲际分布的唯一种。在亚洲，岩芋分布于尼泊尔、云南、泰国清迈、中国台湾，爪哇和印度西南部及东南部、斯里兰卡。地质学家把尼泊尔等喜马拉雅地区视为近期

造山运动的产物，新生的山地，其成陆历史可能比岩芋还短，不可能是岩芋的发生地。云南南部和泰国北部（中南半岛北部）和印度南部（印度半岛）分别为较为古老的陆块，在地史上未经重大的灾变性的气候变迁，保存着许多古热带区系成分，均可能成为岩芋的起源地。至于岩芋首先出现在印度半岛或中南半岛问题，可以从细胞学角度来探讨[10]，云南（大理点苍山）和台湾的岩芋为三倍体 3n＝42；而印度西南部喀拉拉邦的岩芋为二倍体 2n＝28。多倍体源出于二倍体，说明云南的岩芋比印度的晚出。至于爪哇和台湾，那里的岩芋居群是十分进化的类群，主要依靠营养繁殖，生殖器官几乎完全退化（几不开花），而且台湾的岩芋为三倍体（彭镜毅，1991 年私人通讯）。台湾和爪哇都不是岩芋的故土。至此，可以确认，印度半岛所保存的岩芋居群比亚洲其它地区的居群较为原始。如果说岩芋起源于亚洲，那么原属古南大陆的印度应该是岩芋的诞生地。

非洲大陆与印度半岛在古生代就彼此分离，在分离之前，种子植物还没有出现，更不会有岩芋之类的植物在此联合古陆上诞生和蔓延。由于澳大利亚没有岩芋分布，说明侏罗纪时，即澳、印尚保存某种联系时岩芋也还未出现。换言之，白垩纪以前，还谈不上岩芋出现在非洲或者出现在印度的问题。

在早白垩世及以前，非洲通过西班牙与欧州大陆相连结，从古新世初至始新世晚期，这一连结中断，到中新世，非洲与欧洲的直接联系又重建起来。非洲与亚洲阿拉伯一带的重新连结是在渐新世。至今欧洲没有岩芋属的纪录，说明始新世以前非、欧之间没有岩芋的交流，非洲大陆本身也不曾有岩芋的繁衍，仅当非洲与亚洲的连结重建时，岩芋才从亚洲进入到非洲。意思是非洲也不是岩芋的起源地，只能是岩芋的第二故乡。

根据上述，岩芋这种植物起源于古南大陆印度板块的热带森林中，其原因在于：随着喜马拉雅山脉的隆起及古地中海的消失，阿拉伯半岛气候旱化加剧，热带森林的生态环境从阿拉伯半岛及其邻近地区消失，代之而起的是热带草原和沙漠，岩芋失去了生存条件而消亡，阿拉伯半岛的间断地带由此形成[9]。同样的原因，出现了东西非喀麦隆与东非南部之间的大面积间断；印度河流域及德干高原的草原、沙漠气候使得岩芋分布区在印度南部与喜马拉雅山区之间出现长距离的间断。

在印度大陆与欧亚大陆碰撞之前，斯里兰卡还未脱离印度陆块，岩芋可以从印度传播到斯里兰卡，所以岩芋分布区至今延伸到这个小岛，并认为这一带的分布区是连续的。

云南与台湾之间的间断现象存在于许多植物的分布区内。岩芋在我国的分布仅限于云南和台湾。台湾是华夏陆台的组成部分，第三纪中晚期与喜马拉雅山脉同时上升成陆。在上新世晚期至更新世初期，由于台湾海峡陷落台湾与闽浙大陆分离。在分离之前，岩芋有充分的时间和条件由喜马拉雅地区，经云南向东迁移到台湾，那里成了岩芋东移的终点。换言之，中新世至上新世岩芋就到达了台湾。云南与台湾之间的间断则应归因于第四纪的气候变迁。第三纪末期以来，地球上反复出现冰期和间冰期。在冰期，江南地区也与东北一样，受到强烈降温的影响。冰期时的气温较现代要低 8℃—12℃，在江南地区，旱季延长，源出于热带森林的岩芋已无从生存[9]，只有在生态环境极为多样的云南和台湾及降温较少的近赤道地区才能找到自己的僻难所。就是在云南和台湾，存留的岩芋也是经过蜕变和改性的三倍体。它们对低温和季节性干旱具有较强的适应能力，是原始的岩芋居群在水热条件较差的地理环境中的替代者。

岩芋的始祖类型可能在始新时就已在古南大陆的印度板块上出现，到印度板块与欧亚大陆碰撞时，岩芋已具有相当辽阔的分布区，渐新时通过阿拉伯半岛扩散到非洲，并开始向亚洲热带地区扩散，最远达到台湾和爪哇。由于喜马拉雅山的隆起和古地中海的消失，

干旱的大陆气候以及第四纪的冰期反复作用，使得已经形成的洲际连续分布区多处被间断，保存到现代的是一个相当收缩了的，隔离而不连续的残遗分布区轮廓。

2. 旱花岩芋 Renusatia hookeriana 的分布 图 3：2

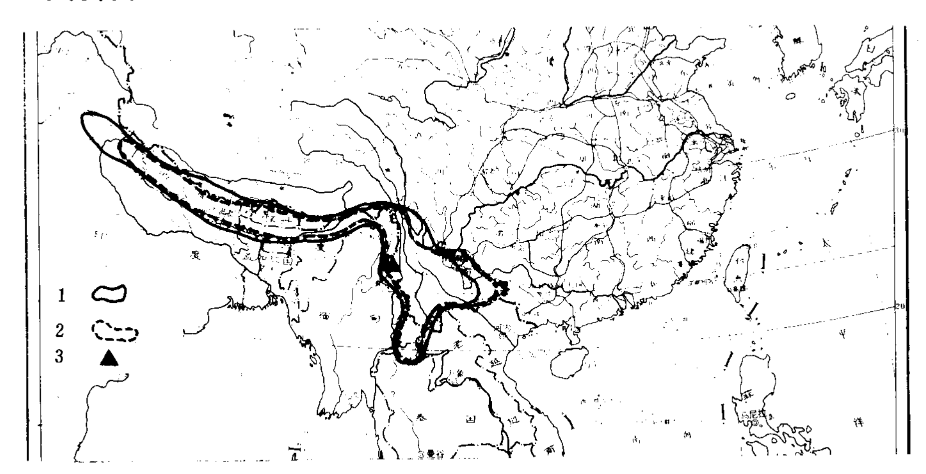


图 3 岩芋属三个种的分布区

Fig.3 Distribution of 3 species of *Remusatia*

1. 曲苞岩芋 *Remusatia pumila*；2. 旱花岩芋 *R. hookeriana*；3. 云南岩芋 *R. yunnanensis*

本种分布于印度北部西姆拉，尼泊尔中部至东部、锡金、阿萨姆、缅甸北部（Forrest 27086），经云南高黎贡山（贡山独龙江东岸），福贡（武素功 8673），澜沧（王启无 76829），景洪（王启无 78334），绿春（陶德定 135，230，364，895，914）、，凤庆（俞德浚 16289），漾鼻（中美队 914），武空（郭勤峰 1103），金平（农垦局 92），屏边（王启无 82458），麻栗坡（冯国楣 22720）而达泰国北部清迈[1,6]。分布区式样为东喜马拉雅至中南半岛北部的热带类型。

旱花岩芋的分布区是一个连续的分布区，坐落在岩芋的亚洲分布区内，但南界不达印度南部和斯里兰卡，东界止于云南不达台湾，分布区内没有海洋的隔离。根据本属原始种岩芋 *Remusatia vivipara* 跨洋跨洲分布这一事实，似乎可以推断，旱花岩芋是一个在台湾海峡陷落之后才发生的幼龄种，它的起源时期可能在更新世，出现在喜马拉雅地区阿萨姆、缅甸北部和独龙江一带的温暖潮湿的山地常绿阔叶林中，由此向东传播到尼泊尔、西姆拉，向西越高黎贡山、哀牢山而达滇东南，向南达泰国北部。

根据细胞学资料[10,11]，独龙江的旱花岩芋为二倍体，漾鼻苍山的旱花岩芋也为二倍体（$2n=28$）；到旱季十分明显的滇中狮子山，旱花岩芋变成了三倍体（$2n=3X=42$）。说明在起源地仍保存着原始的二倍体居群，另一方面也证明，上述由起源中心向东南的扩散路线是确实存在的。

3. 云南岩芋 Remusatia yunnanensis 的分布区[2,3] 图 3：3。

分布于云南西部盈江县铜壁关一带的常绿阔叶林下。生长在石堆上，海拔 1100 m。盈江位于高黎贡山南端的西坡，属恩梅开江下游支流大盈江流域。一个二倍体种 $2n=28$ *。

---

* 据昆明植物研究所杨永平观察

云南岩芋植物形态，细胞核型，分布区位置和生态环境均接近于岩芋的印度南部原始居群。我们认为它是岩芋属中一个比较古老的古南大陆种，现代的分布区是一个残遗的分布区。

4. 曲苞岩芋 Remusatia pumila 的分布区[2, 3]。图 3：1。

本种分布于印度北部西姆拉、昌巴、库曼、阿萨姆、锡金、西藏卡马河下游及聂拉木、云南盈江、耿马、中甸、凤庆、勐腊、屏边、西畴、宜良（李恒 92018），泰国北部[6]。分布区范围基本上与早花岩芋重叠，仅在西端伸延稍远，也是一个东喜马拉雅至中南半岛北部的热带类型。

本种的染色体 $2n=28$[13]。杨永平观察的盈江材料与前人观察结果相同。一个二倍体种在分布区东、西两端是否也有三倍体的居群？值得进一步研究。

鉴于分布区式样，染色体倍性均与早花岩芋相似或相同，可以认定：曲苞岩芋与早花岩芋有着共同或相近的起源地和传播历史，但因曲苞岩芋的花序和佛焰苞比后者更为进化，起源时期应该更晚，是岩芋属中的一个最年青的幼龄种。

结　　语

岩芋 *Remusatia vivipara* 是岩芋属内最原始的种，分布区范围最大，跨越亚、非二大洲，由于海陆变迁及生态环境的演变。分布区多被间断。古老的分布区变成了若干分散的分布点。早花岩芋 *R.hookeriana*，云南岩芋 *R. yunnanensis* 和曲苞岩芋 *R.pumila* 都是在岩芋分布区范围内形成的较为进化的种类，因此岩芋分布区的形成和变迁历史就是岩芋属分布区的历史。

全属 4 个种具有相同的染色体基数（$n=14$），各个种都有二倍体居群。说明这 4 个种的共同属性。但其中岩芋，早花岩芋同时具有三倍体居群。有趣的是：凡是二倍体居群都分布在印度南部和高黎贡山以西，即出现在古南大陆的地块内。从而证明岩芋属及所属各种的古南大陆起源。

参 考 文 献

〔1〕 李恒．天南星科．中国植物志第 13 卷二分册．北京：科学出版社，1979

〔2〕 李恒，A.Hay．天南星科岩芋属和曲苞芋属的分类问题．云南植物研究 1992；增刊Ⅴ：27—33

〔3〕 Liu Tang-Shui，Huang Tseng-Ching．Araceae in Flora of *Taiwan* 1978；**5**：796—815

〔4〕 Hara H，Stearn W T，Williams H J．Remusatia in An Enumeration *The Flowering Plants of Nepal* 1978；**1**：92

〔5〕 Hooker J． D． Remusatia in Hook．f．Fl．Brit．Ind．1893；**6**：522

〔6〕 Hu Shiu-ying．Araceae． *Dansk Bot Arkiv* 1968；**23**（4）：427

〔7〕 Baker C A et al．Araceae．*Flora of Java* 1968；**3**：120

〔8〕 吴征镒，王荷生．中国自然地理．植物地理（上册）．北京：科学出版社，1983

〔9〕 周廷儒．古地理学．北京：北京师范大学出版社，1982

〔10〕 龙春林，李恒，刘宪章等．天南星岩芋属的细胞地理学研究 云南植物研究 1989；**11**（2）：132—138

〔11〕 顾志建，王丽，李恒．独龙江地区部分单子叶植物的细胞核形态学研究．云南植物研究 1992；增刊Ⅴ：77—90

〔12〕 李恒，A Hay．曲苞芋属的分类．云南植物研究 1992；**14**（4）：373—378

〔13〕 Petersen G．Cytology and Systematics of Araceae．*Nordic Journal of Botany* 1989；**9**：119—166